

Александр Власенко

О некоторых закономерностях в строении задних конечностей у псовых

Исследование костного и трупного материала проводилось с целью выявления в строении задних конечностей закономерностей, отражающих приспособление псовых к быстрому бегу. Использовались коллекции Зоологического музея МГУ и анатомического музея Московской академии ветеринарной медицины и биотехнологий им.Скрябина.

Обследовались полные и фрагментарные скелеты *Canis lupus arvensis* (гривистый волк), *Canis lupus* (красный волк), *Canis pictus* (гиеновая собака), *Canis aureus* (обыкновенный шакал), *Canis lupus* (волк), а также *Canis familiaris* (домашняя собака) - как породистых (от карликового пинчера и левретки до сенбернара), так и неустановленной породной принадлежности. Функции отдельных мышц рассматривались на трупах собак пород немецкий дог, ротвейлер, ньюфаундленд, русский охотничий спаниель, ирландский сеттер.

Длина крупных костей замерялась линейкой (с точностью до 1 мм), менее крупных - штангенциркулем (до 0,5 мм), ширина костей в сагиттальной плоскости - штангенциркулем (до 0,1 мм). Изменение углов сочленений при работе со свежим трупным материалом оценивалось с помощью транспортира очень приблизительно.

Длина задней конечности (L) определялась как сумма максимальных длин бедренной, большой берцовой и 3-й плюсневой костей.

Длина седалищной кости замерялась штангенциркулем от геометрического центра вертлужной ямки до каудального окончания седалищного бугра.

Главной задачей исследования было установление функционального значения S-образного изгиба бедренных костей в сагиттальной плоскости. Предполагалось, что величина данного изгиба, равно как и развитие в ширину, в этой же плоскости, краниального края большой берцовой кости, связана с приспособленностью к быстрому бегу. Для измерения величины изгиба использовалась следующая методика. Бедренная кость визуально вписывалась в прямоугольник, как показано на рис.1. Поскольку ни в одном из обследованных образцов S-образный изгиб диафиза при этом не превышал сагиттальной ширины надмыщелка, то фактически замерялась именно ширина надмыщелка в данной проекции. Большая берцовая кость также вписывалась в прямоугольник, и таким образом ее ширина замерялась в сагиттальной плоскости от самой высокой точки гребня до прямой, соединяющей самые крайние каудальные точки мыщелков проксимального эпифиза (рис.2).

Для вычислений оказалось более удобным использовать усредненную сагиттальную ширину (S) коленного сустава, который вычислялся как среднее значение между указанными замерами бедренной и большой берцовой костей.

Всего было обследовано скелетов: гривистого волка - 3; красного волка - 3; гиеновой собаки - 3; обыкновенного шакала - 5 полных, 1 неполный; волка - 5 полных, 1 неполный; динго - 1; лайка - 1; ирландский сеттер - 1; борзая (неустановленной породной принадлежности) - 2; колли - 1; левретка - 1 неполный; сенбернар - 1; московская сторожевая - 1; дог - 1; карликовый пинчер - 1; мастино napoletano - 1; неустановленного происхождения - 6 полных, 1 неполный. Кроме того, были измерены случайно выбранные большие берцовые кости 30 домашних собак и 13 волков.

К сожалению, некоторые скелеты диких псовых принадлежали животным, выращенным в зоопарке, и имеют явные признаки рахитической деформации костей конечностей. Вследствие этого пропорции данных скелетов несколько отклоняются от нормы, что искажает общую картину, и это особенно заметно при столь малой выборке.

Возможно, что сильные отличия пропорций скелетов домашних собак от диких псовых вызваны не только наследственными факторами, но в значительной степени неправильным выращиванием.

Результаты проведенного исследования таковы.

1. Выявлено, что не менее 1/3 от общего числа случайно выбранных больших берцовых костей домашней собаки имеют заметные следы рахитического искривления. Во всех случаях наблюдается не только искривление в поперечном направлении, но и скручивание кости по оси. Этим можно объяснить, почему даже при излечении у щенков рахита и при выпрямлении, в процессе дальнейшего роста, трубчатых костей, у переболевших собак часто остается характерное нарушение постава конечностей - сближенность скакательных суставов.

2. Установлено, что укорочение седалищной кости относительно длины бедренной кости и относительно длины задней конечности, вопреки некоторым делавшимся ранее предположениям, не является выраженным приспособительным признаком к более быстрому бегу, а связано с конституциональными формами телосложения. Среди диких псовых самые короткие (относительно) седалищные кости у гривистого волка, отнюдь не отличающегося быстротой бега. У довольно медленно бегающего обыкновенного шакала седалищные кости относительно более короткие, чем у красного волка. Среди домашних собак у мастино napoletano и московской сторожевой - пород тяжелого, грубого сложения и сравнительно тихоходных - седалищные кости оказались относительно короче, чем у колли, немецкого дога и динго.

Средние соотношения длин седалищной кости следующие.

	к бедренной кости	к длине задней конечности
Гривистый волк	24,2% (24,09; 25,0; 23,53)	9,45% (9,4; 9,8; 9,2)
Красный волк	33,95% (34,84; 34,36; 32,67)	14% (14,1; 14,35; 13,51)
Гиеновая собака	29,9% (26,04; 32,57; 31,15)	12,3% (11,0; 13,24; 12,67)
Обыкновенный шакал	33,25% (32,67; 34,48; 32,89; 33,0; 33,22; 33,22)	13,7% (13,4; 14,28; 13,51; 13,71; 13,66)
Волк	31,4% (31,74; 31,54; 30,86; 31,34; 30,21; 32,67)	12,7% (12,96; 12,23; 12,56; 12,44; 13,26)

Для сравнения приведем пропорции некоторых породистых домашних собак.

Ирландский сеттер	29,8%	12,4%
Борзая	29,8%	12,2%
Колли	32,4%	13,6%
Сенбернар	33%	13,7%
Московская сторожевая	31,5%	13,2%
Мастино napoletano	30,9%	12,3%

Объяснить то, что укорочение седалищной кости, в принципе способное увеличить скорость разгибания тазобедренного сустава и, стало быть, скорость пропульсивного движения конечности (при заданных параметрах мускулатуры, идущей от седалищной кости к бедру и голени, а также массы тела и длины задних конечностей), не оказалось для псовых выгодным приспособлением к быстрому бегу, можно следующим. При разгоне или начале прыжка животному прежде всего необходимо развить большую силу, чтобы к концу пропульсивного движения обеспечить максимальное ускорение. С укорочением же седалищной кости необратимо уменьшается возможность развития именно силы движения. По этой причине животное с очень короткими седалищными костями оказалось бы недостаточно способным к быстрому набору скорости или прыжкам с места. Таким образом можно предположить, что у быстро бегающих видов диких псовых и быстроаллюрных пород домашних собак относительное укорочение седалищной кости, с одной стороны, сопряжено со способностью к быстрому бегу, а с другой стороны, существенно ограничено требованиями эффективного стартового ускорения и прыжков, и потому это укорочение может в некоторой степени проявляться только при заметном конституциональном облегчении телосложения. Что же касается сильного укорочения седалищной кости, наблюдаемого у медленно бегающих видов диких псовых и пород домашних собак, то оно обусловлено причинами, не связанными с приспособленностью к быстрому передвижению.

3. Установлено, что относительное удлинение голени и плюсны также не является приспособлением к быстрому бегу, а связано с крайними конституциональными формами

телосложения. Этот вывод подтверждается следующими цифрами, показывающими длину отдельных сегментов относительно общей длины задней конечности.

	Длина бедренной кости	длина большой берцовой кости	длина 3-й плюсневой кости
Гривистый волк, в среднем	39,15%	41,95%	18,9%
Красный волк, в среднем	41,3%	41%	17,7%
Гиеновая собака, в среднем	41,23%	42,32%	16,45%
Обыкновенный шакал, в среднем	41,22%	41,35%	17,43%
Волк, в среднем	40,53%	41,44%	18,03%
Борзая	40,9%	42,2%	16,9%
Борзая	40,9%	43,15%	15,95%
Левретка	38,42%	44,28%	17,3%
Дог	42,6%	41%	16,4%
Сенбернар	41,8%	40,32%	17,88%
Московская сторожевая	41,78%	41,15%	17,07%
Ирландский сеттер	41,5%	42,2%	16,3%
Мастино наполетано	39,94%	40,65%	19,41%
Карликовый пинчер	39,62%	41,29%	19,09%

Разница в относительной длине сегментов задней конечности у псовых несопоставима с разницей между скоростными качествами последних. Интересно, что самые длинные дистальные сегменты оказались у животных с крайними и противоположными друг другу конституциональными типами.

4. Поскольку приспособленность к бегу имеет связь с массой тела животного (M_t), применялась формула Александра $d = a \cdot M_t^b$ для приблизительного установления массы тела по диаметру кости (d). Так как диаметр костей задней конечности может более зависеть от скоростных нагрузок, то замерялся диаметр плечевой кости¹. Для этого визуально выбиралось самое тонкое место диафиза, в котором штангенциркулем замерялись наибольший и наименьший диаметры. Среднее значение использовалось в формуле Александра, при $a=4,9$, $b=0,38$ (по: *Alexander R. McN., Yayas A.S., Maloiy G.M.O., Wathuta E.M. Allometry of the limb bones of mammals from shrews (Sorex) to elephant (Loxodonta)*, J. Zool., Lond., **189**, 305-314, 1979).

Следует заметить, что иногда полученные вычислением результаты вызывали серьезные сомнения. Так в двух случаях рассчитанная масса тела самок волка оказалась больше, чем у более крупных по остальным промерам самцов, и только из-за незначительной

¹ Плечевая кость для замера диаметра гораздо более удобна, чем другие кости грудной конечности: во-первых, из-за сравнительно простой формы сечения, а во-вторых, потому что в основе плеча нет других костей и таким образом исключены варианты компенсаторных изменений диаметра.

разницы в диаметрах их плечевых костей. Для домашней собаки данная формула кажется еще менее подходящей из-за часто встречающихся индивидуальных и породных отклонений в развитии.

Найдено, что у диких псовых отношение усредненной сагиттальной ширины коленного сустава к толщине плечевой кости есть величина, близкая к постоянной. Найдено также, что отношение усредненной сагиттальной ширины коленного сустава к кубическому корню из вычисленной массы тела для диких псовых является величиной, близкой к постоянной.

	$S/d \approx 2,86$ (1)	$S^3/\sqrt{M} \approx 16$ (мм/кг ^{1/3}) (2)
Гривистый волк		
S-134610	2,77	15,775
S-160760	2,98	16,808
S-136353	2,92	16,507
в среднем для вида	2,89	16,36
Красный волк		
S-82309	2,77	15,497
S-82308	2,85	15,923
S-83345	2,96	16,464
в среднем для вида	2,86	15,96
Гиеновая собака		
S-84926	2,88	16,344
S-65634	2,8	15,685
S-111330	2,88	16,315
в среднем для вида	2,85	16,11
Обыкновенный шакал		
S-137089	2,92	15,751
S-2204	2,73	14,885
S-104244	2,8	15,195
S-109045	2,82	15,373
S-104245	2,96	16,074
S-139091	3,01	16,203
в среднем для вида	2,87	15,58
Волк		
S-92386	2,83	16,131
S-109044	2,89	16,206
S-112550	2,71	15,520
S-108032	2,9	16,611
S-88380	2,84	16,409
S-102653	2,93	16,853
в среднем для вида	2,85	16,29
в среднем для всех диких псовых	2,86	16,02
Домашние собаки		

лайка (неустановленной породы) S-2194	2,49	13,714
ирландский сеттер S-2674	2,72	15,330
борзая S-1638	2,93	16,949
борзая	2,7	15,174
колли	2,62	14,410
неизвестного происхождения S-3706	2,64	14,511
левретка S-2107	3,1	16,239
неизвестного происхождения S-3705	2,64	14,511
неизвестного происхождения S-102093	2,6	14,893
сенбернар	2,09	12,678
московская сторожевая	2,41	14,227
немецкий дог	2,5	14,726
карликовый пинчер	2,83	14,476
мастино наполетано	2,45	14,328

Данные коэффициенты у домашней собаки колеблются в гораздо больших пределах, чем у диких псовых. Напрашивается предположение, что некоторые породистые собаки, в силу доместикационных процессов, имеют меньшую удельную прочность костей и соответственно тому избыточный их диаметр. В силу этого, использовавшийся метод определения массы тела по диаметру кости для них непригоден. Что же касается усредненной сагиттальной ширины коленного сустава, то возможно она характеризует максимальную величину нагрузки на конечность при беге. Поэтому рационально построенные, с точки зрения функциональной анатомии, дикие псовые имеют практически одинаковый данный коэффициент независимо от своей видовой принадлежности.

Интересные результаты получаются при попытке сравнения массы тела, вычисленной по приведенной формуле (2) и по формуле Александера. Если для диких псовых и быстроаллюрных домашних собак цифры близки к вычисленным по формуле Александера, то для собак, принадлежащих к тяжеловесным, медленно бегающим породам, они отличаются очень сильно (мастино наполетано - 30 кг вместо 41,8, московская сторожевая - 36,6 кг вместо 52, для сенбернара - 48,9 вместо 98,2 кг). Эта колоссальная разница, с одной стороны, еще раз подтверждает сомнения в пригодности формулы Александера для использования на домашних собаках, а с другой стороны, если даже допустить погрешность исчислений по формуле Александера в 20%, разница все равно окажется слишком велика, в силу чего можно сделать вывод, что задние конечности собак ряда тяжеловесных пород не рассчитаны на интенсивные беговые нагрузки.

5. Выявлен эффект подпирания прямой мышцы бедра, икроножной мышцы и поверхностного сгибателя пальцев, по-видимому играющий существенную роль в повышении интенсивности разгибания коленного сустава по сравнению с тазобедренным и скакательного сустава по сравнению с коленным.

При развитии пропульсивного движения прямая мышца бедра включается в разгибание коленного сустава только при значительном разгибании тазобедренного сустава, позже чем напрягается лежащая под ней на дистальном изгибе бедренной кости промежуточная широкая мышца (и вкпе с последней - медиальная и латеральная широкие мышцы). В результате возникает эффект подпирания, или перегиба прямой мышцы через промежуточную широкую, что ускоряет процесс разгибания коленного сустава. К сожалению, при работе с трупным материалом в имеющихся условиях невозможно добиться напряжения мышц, поэтому трудно определить диапазон действия данного эффекта. Несколько легче определить диапазон подпирания икроножной мышцы и поверхностного пальцевого сгибателя, поскольку они перегибаются не через напряженную мышцу, а через мышечки бедренной и большой берцовой костей. На конечности ротвейлера этот эффект был замечен в последней стадии разгибания коленного сустава в диапазоне не менее 10°, на конечностях немецких догов - не менее 20°, ирландского сеттера -

более 30°. На конечностях ньюфаундленда и русского охотничьего спаниеля, пород сравнительно тихоходных, данный эффект практически не был выражен. Таким образом, выраженность эффекта подпирания мышц полностью соответствует скоростным качествам собак.

Безусловно, результаты данной работы нуждаются в статистическом подтверждении, но для этого требуется наличие гораздо более обширной коллекции материалов, чем та, которой располагал автор.

Автор глубоко благодарен за всемерную помощь доктору биологических наук профессору Слесаренко Н.А., доктору биологических наук Суханову В.Б. и доктору биологических наук Кузнецову А.Н.

Итак, какая может быть практическая отдача от результатов данного исследования для работы со среднеазиатскими овчарками.

Прежде всего, поскольку установлено, что достоверной разницы в пропорциях длин рычагов задних конечностей у собак такого типа быть не может, теряют всякий смысл выражения, характеризующие длину бедра, голени и плюсны. Их следует изъять как из стандарта, так и из практики экспертной оценки. Можно говорить об общей длине задней конечности, соотношении длин передних и задних конечностей, выраженности и соотношении углов, но и только.

Далее, сближенность скакательных суставов, как выясняется, экспертами старой школы недаром расценивалась как симптом перенесенного рахита. Подверженность же рахиту, как давно известно, имеет в определенной степени наследственный характер. То есть, одни собаки от природы более чувствительны к недостатку витаминов и микроэлементов, а другие - менее.

Ввиду результатов сравнения вычисленной массы тела по формуле Александра и по приведенной формуле, в которой используется измерение сагиттальной ширины коленного сустава, можно сделать вывод, что избыточная толщина кости вовсе не всегда является положительным признаком. И есть серьезный резон, во-первых, ввести в практику экспертизы взвешивание собак (разумеется, имеющих нормальные кондиции), а во-вторых, восстановить в правах стандарт индекса костистости, несоответствие которому как в сторону недостаточности, так и превышения должно рассматриваться как серьезный конституциональный недостаток.

И последнее. Ни одного скелета среднеазиатской овчарки нет ни в запасниках зоологического музея МГУ, ни в коллекции ветакадемии им. Скрябина. Конечно, нужен позарез специальный кинологический анатомический музей. Но пока, если бы трупы павших "азиатов", особенно известных и заслуженных, передавались бы на договорных условиях в ту же ветакадемию, в их кинологической школе достаточно скоро можно было бы собрать подходящую коллекцию, пригодную для проведения специальных исследований.